Über das Auftreten der Codiaceen-Gattung *Cayeuxia* Frollo im Ober-Jura von Ernstbrunn (Niederösterreich)

Von Erwin Kamptner
(Wien, Naturhistorisches Museum)

Mit 1 Tafel

(Vorgelegt in der Sitzung am 12. Oktober 1950)

Inhaltsübersicht.

Vorbemerkungen.

Mehrere Handstücke, die mir aus dem hellfarbigen, kompakten Kalkstein der Jura-Klippen von Ernstbrunn (Niederösterreich) vorliegen, lassen auf den ersten Blick die Anwesenheit von Kalkalgen erkennen. Am reichhaltigsten sind in dieser Hinsicht einige Stücke aus dem Steinbruch Nr. 5 in Dörfles. Sie zeigen an der Bruchfläche die scharf begrenzten Durchschnitte der Thallome, die sich in ihrem etwas dunkleren Farbton deutlich vom umgebenden

Zwischenmittel abheben. In der räumlichen Gestalt weichen die Thallome nicht sehr weitgehend voneinander ab; sie sind im wesentlichen isodiametrisch bis kurz walzenförmig. Aber ihre absoluten Abmessungen schwanken beträchtlich, wobei die größten Individuen beiläufig das Ausmaß einer Erbse erreichen. Überaus prägnant fallen die Algen an einem ebenen Anschliff des Gesteinsstückes ins Auge. Hier kann man sehen, wie jeder Thallus-Durchschnitt eine schmale, hellere Randzone aufweist, die ohne scharfe Grenze in den dunkleren inneren Bereich übergeht. An einer der Proben, dem Steinkern einer *Purpuroidea subnodosa* Roem., sind die Thallome stellenweise, wohl infolge Raummangels, dicht zusammengedrängt, so daß sie sich nur undeutlich voneinander abgrenzen. Ein weiteres Handstück (Ernstbrunn, Werk II) bietet einen etwas anders gearteten Typus dieses Algenkalks, indem die Thallome nur schütter das Gestein erfüllen und daher an der Bruchfläche wenig auffallen. Auch das Zwischenmittel ist hier anders beschaffen als an den früher angeführten Stücken. Während es bei diesen, wie der Dünnschliff lehrt, größtenteils aus durchsichtigen Calcit-Kristallen besteht, bildet es an den Proben vom Werk II eine opake Masse von der Art eines zu Gestein verfestigten Bodenschlammes, dem größere oder kleinere, von anderen Organismen (Dasycladaceen, Foraminiferen usw.) herrührende Skelettfragmente beigemengt sind. Auch im Dünnschliff dieser Probe unterscheiden sich die Algen nur undeutlich vom Zwischenmittel. Es haben sich auch Proben gefunden, wo Übergänge zwischen den beiden geschilderten Typen des Algenkalks zu beobachten sind.

Dem geologischen Alter nach gehören die Schichten zum oberen Tithon. Ihre Tierwelt zeigt eine enge Verwandtschaft zu jener von Stramberg in Mähren.

Die Gesteinsproben, von denen hier die Rede ist, werden in der geologisch-paläontologischen Abteilung des Naturhistorischen Museums in Wien aufbewahrt. Sie entstammen den Aufsammlungen des Assistenten der Abteilung, Dr. Friedrich Bachmayer, der eben im Begriff ist, die Fauna der Ernstbrunner Juraklippen umfassend zu bearbeiten. Es ist auf die freundliche Anregung des genannten Herrn zurückzuführen, daß ich jene fraglichen Kalkalgen einer näheren Untersuchung unterzog. Zunächst handelte es sich mir darum, den Körperbau eingehend aufzuklären. Dann aber wollte ich auch Erkenntnisse in betreff der Lebensweise, der Entwicklung und des Modus der Fossilisation gewinnen. Die folgenden Ausführungen bringen das Ergebnis dieser meiner Bemühung.

Spezieller Teil.

Einleitendes zur Morphologie und Systematik der Gattung *Cayeuxia*.

Die nähere Prüfung der Algenthallome im Dünnschliff läßt uns erkennen, daß sie in die Familie der *Codiaceae* gehören, also in eine Algengruppe, die bereits im Untersilur (Ordovicium) nachweisbar ist und auch noch in der Gegenwart das Meer bewohnt. Die Thallome sind aus dünnen, schlauchartigen Filamenten aufgebaut, denen aber eine zelluläre Fächerung abgeht. Im ganzen sind es buschig verzweigte Gebilde, und die Schläuche erzeugen zum Teil ein wirres Geflecht, zum Teil aber erstrecken sie sich in paralleler Lagerung von der Mitte nach der Peripherie.

Für die hier vorliegenden Formen ist, wie das histologische Studium zeigt, der Umstand charakteristisch, daß sich ihre Filamente dichotom verzweigen, wobei die Tochterzweige sogleich, nachdem sie sich geteilt haben und in einem spitzen Winkel auseinandergewichen sind, wieder zur ursprünglichen Richtung zurückkehren und in paralleler Lagerung weiterziehen. Dieses Verhalten ist bezeichnend für das von Mme M. Frollo (1938) aufgestellte Genus *Cayeuxia* und unterscheidet diese Formen eindeutig von der sonst recht ähnlichen Gattung *Mitcheldeania* Weth., wo von einem und demselben Punkt eines Filamentes stets eine größere Zahl von Ästen abzweigt (Pia 1937, pag. 788).

Mme Frollo fand im Tithon-Kalk der Ostkarpathen zwei Arten von *Cayeuxia*, nämlich *C. Piae* und *C. moldavica.*

Bei *C. Piae* haben die Zellschläuche, den textlichen Ausführungen der Autorin (1938, pag. 269) zufolge, einen ziemlich gleichmäßigen Durchmesser von 75 μ. Wenn man jedoch die Mikrophotogramme (tab. 18, fig. 2 und 2 a) dieser Publikation zu Rat zieht, so kann man für die lichte Weite der Lumina den Betrag von 50 μ feststellen. Die textlichen Angaben und die an den Photogrammen (Abbildungsmaßstab 50 ×) feststellbaren Befunde zeigen somit keine volle Übereinstimmung. Vielleicht ist dies dadurch zu erklären, daß die Autorin die Mächtigkeit der Schlauchwände in den Betrag des Durchmessers eingerechnet hat, während die von mir soeben angegebenen 50 μ auf alle Fälle den Nettobetrag des Lumens vorstellen. Bei der zweiten von Frollo namhaft gemachten Spezies, *C. moldavica,* sind die Dimensionen der Tuben nicht nur in ihrem absoluten Wert (25—50 μ) geringer als bei *C. Piae,* sondern schwanken auch im Verlauf eines und desselben Schlauches, und zwar in einer räumlichen Anordnung, wie sie eine Art von

Zonengliederung des Gewebes in dessen Längsschnitt mit sich bringt.

Die Gattung *Cayeuxia* ist in geographischer Hinsicht keineswegs auf die Ostkarpathen[1] und die Ernstbrunner Gegend beschränkt. Zahlreiche Funde beweisen ihre weite Verbreitung, die sich, wie ein zusammenfassender Bericht aus der Feder von Mme J. Pfender (1939) darlegt, auch über Frankreich, Corsica und die Iberische Halbinsel bis nach Marokko erstreckt. Bei einem Vorkommen in der Provence handelt es sich nach derselben Autorin um *C. Piae,* ebenso bei einem Fund in Navajas (Prov. Valencia, Spanien). An einer anderen in der Provence aufgefundenen Form haben die Tuben zwar einen konstanten, aber im Vergleich zu *C. Piae* viel geringeren Durchmesser (20 μ); hier handelt es sich wohl um eine selbständige Spezies.

Manche Entdecker beurteilten indes ihre Funde in systematischer Beziehung seinerzeit auf eine Weise, wie sie heute, auf Grund unseres eingehenderen Wissens, als unzutreffend erscheinen muß. So veröffentlichte M. Gautier (1930, pag. 264/265) aus dem Portlandkalk von Südfrankreich eine mit den gleichen Gattungscharakteren ausgestattete Form, deren Zellschlauchlumina, wie sich durch Messen an den Photogrammen der Publikation ergibt, einen gleichbleibenden Durchmesser von 30—65 μ aufweisen. Dann stieß P. Jodot (1930, pag. 519—525) am Col San Colombano (Corsica) auf eine ähnliche Form, an welcher die Schlauchlumina eine unveränderliche Breite von 30—80 μ haben. Ferner beschrieb Mlle Le Maitre (1935, fig. 1 auf tab. 12) aus dem unteren Lias von Marokko eine den eben genannten Formen nahestehende Spezies, wo die Breite der Schlauchlumina sich wie bei *C. moldavica* in einer Weise rhythmisch verändert, daß eine förmliche Zonengliederung des Gewebes die Folge ist. Das gleiche gilt von einer durch H. Derville (1931, fig. 40 auf tab. 11) aus dem Karbon des Bas-Boulonnais (Nordfrankreich) angegebenen Form, die vielleicht auch zu *Cayeuxia* gehört.

Die angeführten Autoren nahmen für die von ihnen jeweils entdeckten Formen keineswegs eine und dieselbe generische Zugehörigkeit an. Gautier war sich nicht klar, ob er seinen Fund als ein *Lithothamnium* oder als ein Cölenterat ansprechen solle; Jodot glaubte bei dem einen seiner Stücke eine *Solenopora,* bei einem anderen eine *Mitcheldeania* vor sich zu haben, während Le Maitre und desgleichen Derville ihre Funde übereinstimmend als Mitcheldeanien ansahen.

[1] Mme Frollo spricht nur ganz allgemein von den östlichen Karpathen, ohne indes einen bestimmten, engeren Fundort zu nennen.

Was endlich unsere Proben von Ernstbrunn anbetrifft, so gehören fast sämtliche Algenthallome, die in ihnen sichtbar sind, einer und derselben Form an. Diese ist als eine neue Spezies der Gattung *Cayeuxia* anzusprechen. Nur einen der Durchschnitte, vom Steinbruch Nr. 5 in Dörfles, möchte ich mit der bereits erwähnten Spezies *C. Piae* Frollo identifizieren. Dies letztere kann aber nicht ganz ohne Vorbehalt geschehen, denn es war mir nicht möglich, in das Originalmaterial der Mme Frollo Einsicht zu nehmen, um die Bestimmung zu einer völlig verläßlichen machen zu können. Die Gesteinsproben und Dünnschliffe der genannten Autorin befinden sich, einer freundlichen Mitteilung vom 22. November 1949 zufolge, in Bukarest und sind mir derzeit nicht zugänglich. Ich war daher genötigt, meine Vergleiche allein auf die Veröffentlichung der Mme Frollo zu stützen. Und so ist die Möglichkeit einer künftigen Revision meiner derzeitigen Bestimmung nicht ganz von der Hand zu weisen. Dieser Umstand ist um so mehr zu bedauern, da gerade *C. Piae* geeignet erscheint, als typische Spezies der Gattung zu gelten. Auch aus diesem Grund hätte das Exemplar von Ernstbrunn einen sorgfältigen Vergleich mit dem Original erfahren sollen.

Charakteristik der beiden *Cayeuxia*-Arten aus dem Ober-Jura von Ernstbrunn.

a) *C. Piae* Frollo 1938 (Fig. 3 auf Taf. 1).

Von dieser Spezies liegt ein einziger Thallomdurchschnitt vor. Er ist nahezu kreisrund und mißt 1600 μ im Durchmesser. Fast genau zentral in ihm befindet sich der 240 μ weite Schnitt durch einen Hohlraum. Innerhalb eines etwa zwei Drittel des Umkreises fassenden Sektors ziehen die Zellschläuche radial von innen nach der Peripherie. Sie sind hier von der Schliffebene genau der Länge nach getroffen. Daher vermag man an mehreren Stellen in vorzüglicher Weise die für das Genus bezeichnende wiederholte Gabelung der Schläuche zu beobachten. Diese liegen dicht beieinander. Skelettsubstanz ist nur in geringem Ausmaß vorhanden. Bei flüchtiger Betrachtung könnte man geneigt sein, die Wände zwischen den eng benachbarten Schlauchlumina für einfach zu halten. Aber bei einigem Bemühen ist man imstande, da und dort Stellen zu entdecken, wo die Doppelnatur der Wände zum Vorschein kommt. Die verkalkten Wände stoßen also meistenteils knapp zusammen, und nur durch die Verwischung der Struktur, wie sie infolge der Diagenese eingetreten ist, konnte die Unterscheidbarkeit der aneinander grenzenden Wandeinheiten verlorengehen. Die Art und Weise, in

der die Schläuche an der Peripherie des Thallus ihr Ende finden, läßt erkennen, daß das Exemplar keinerlei wesentliche Abrollung erfahren hat. In dem übrigen, kleineren Sektor, der etwa einem Drittel des Umkreises entspricht, sind die Filamente von der Schliffebene nicht der Länge nach, sondern quer oder schief getroffen. Dies gilt besonders für die unmittelbare Nachbarschaft des zentralen Hohlraumes, und zwar in dessen ganzem Umkreis; hier sind rundherum nur Querschnitte zu sehen. Vielleicht handelt es sich bei unserem Exemplar um den Querschnitt eines länglich-walzenförmigen Thalloms, wo jene Schläuche, die unmittelbar an den zentralen Hohlraum grenzen, parallel zu diesem laufen, um sich von hier springbrunnenartig im Bogen nach der Peripherie zu wenden. Freilich ist an dem in Rede stehenden Thallomstück keine Differenzierung einer Basis nachweisbar, die darauf hinweisen würde, daß das Exemplar im Leben festgewachsen gewesen sei, also dem sessilen Benthos angehört habe. Auffällig und in systematischer Hinsicht bedeutungsvoll ist die sehr einheitliche Weite der Schläuche, deren Lumina den beiläufigen Durchmesser von 50 μ aufweisen.

Folgende Umstände scheinen mir für die Identität der bei Dörfles zu Tage getretenen Codiacee mit *Cayeuxia Piae* Frollo zu sprechen: 1) die dichte und parallele Lagerung der Zellschläuche, 2) der gleichmäßige Durchmesser derselben, 3) der absolute Wert dieses Durchmessers. Hiebei beziehe ich mich auf Frollo's Figuren 2 und 2 a auf tab. 18, wo, wie ich bereits anführte, die lichte Weite der Lumina etwa 50 μ beträgt. Der Eindruck einer sehr dichten Lagerung der Schläuche wird an diesen Bildern freilich dadurch, daß die Schliffebene in einem schiefen Winkel zur Richtung der Filamente verläuft, einigermaßen beeinträchtigt.

b) ***C. doerflesiana*** nov. spec. (Fig. 1, 2, 4 und 5 auf Taf. 1).

Die in den Dünnschliffen massenhaft vorhandenen Thallusdurchschnitte zeigen einen rundlichen oder länglichen, oft auch andeutungsweise polygonalen Umriß; nie sind sie verzweigt, zeigen überhaupt im großen und ganzen keine einspringenden Winkel (Fig. 1). Die Algenballen sind von der Schliffebene teils in der Mitte, teils segmental durchschnitten. Die Zellschlauchstruktur ist bei den verschiedenen Thallomen in einer sehr ungleichen Deutlichkeit zu beobachten. Auch die Dichte, in der die Röhrchen in der Raumeinheit vorhanden sind, schwankt in weiten Grenzen. Wenn wir den nicht sehr häufigen Fall herausgreifen, wo diese Struktur gut hervortritt und die Röhrchen recht knapp beisammen liegen, wie es unsere Figur 2 zeigt, so gibt es an einem und demselben Durchschnitt manche Stellen, an denen die Schläuche in größerer Zahl

der Länge nach getroffen sind und von der Mitte des Thalloms nach dessen Peripherie ziehen. An einer anderen Stelle finden wir sie wiederum quer durchtrennt, und da kann man sehen, daß die Zwischenräume relativ zum Durchmesser der Röhrchen viel bedeutender sind als bei *C. Piae,* wo sie ja ganz knapp aneinanderstoßen. Die Schläuche selbst haben einen kreisrunden Querschnitt; ihre Weite beträgt 30—50 μ. Der einzelne Schlauch behält seine Querdimension in der ganzen Länge bei, so daß in der nämlichen Weise wie bei *C. Piae* eine zonenartige Gliederung des Gewebes, wie sie manchen anderen Angehörigen dieses Genus, z. B. *C. moldavica,* eigen ist, durchaus fehlt. Die Zwischenräume betragen an dem Beispiel der Fig. 2 zwischen 20 und 50 μ, sind aber an den meisten anderen Durchschnitten viel größer. Stets sind sie von einer grauen kristallin-dichten Masse, offenbar einer Skelettsubstanz, gleichmäßig ausgefüllt. Die für das Genus kennzeichnenden Gabelungen der Filamente lassen sich an günstigen Objekten deutlich wahrnehmen. Die Zellschlauchlumina sind von einer dünnen Wandzone eingefaßt, deren Kolorit ein wenig dunkler ist als dasjenige der vorhin erwähnten Füllmasse. Die Dicke dieser Wand beträgt etwa 10 μ. Es gibt übrigens zahlreiche Thallomdurchschnitte, an denen sich die Filamente förmlich verfilzen und auf diese Weise ein wirres Pseudoparenchym bilden (Fig. 4).

Die Thallomdurchschnitte sind fast durchwegs an ihrer Peripherie von einem scharf konturierten, 13—21 μ breiten Grenzsaum eingefaßt, dessen Farbton jenem der Zellschlauchwände gleicht. Es handelt sich, räumlich betrachtet, um eine das Thallom einschließende Grenzschichte. Diese sowohl wie auch die Zellschlauchwände, ebenso die zwischen den Zellschläuchen liegende Füllmasse, besitzen einen kristallin-dichten Feinbau und geben daher im polarisierten Licht bei gekreuzten Nicols keine bestimmt gerichtete Auslöschung, sondern nur eine diffuse Aggregatpolarisation.

Der Erhaltungszustand der Thallomexemplare ist ein sehr verschiedener. Neben solchen, an denen die Zellschlauchstruktur wohl ausgeprägt ist, gibt es zahlreiche andere, wo diese Struktur mehr oder weniger verwischt erscheint und der homogenen grauen Füllmasse Platz gemacht hat. Ein großer Teil der Durchschnitte zeigt im Innern in einer sehr wechselnden räumlichen Erstreckung völlige Zerstörung der ursprünglichen Struktur, und zwar auch der grauen Füllmasse. Dort sieht man nichts als hellen, durchsichtigen, deutlich kristallinen Calcit, wie er übrigens auch die Lumina der Zellschläuche ausfüllt.

Unsere Figuren 2 und 4 stellen besonders ausgewählte Thallom-Durchschnitte dar, an denen die typische Struktur verhältnis-

mäßig gut erhalten ist. Wir wollen annehmen, daß die betreffenden Individuen nach ihrem Absterben keine nennenswerte Abscheuerung ihrer Oberfläche erfahren haben und daß somit die äußere Umgrenzung der Durchschnitte auch der natürlichen, bereits zur Lebenszeit vorhanden gewesenen Körperoberfläche entspricht. Eine so treffliche Erhaltung jedoch, wie sie uns an dem in Figur 3 wiedergegebenen Durchschnitt von *C. Piae* vorliegt, suchen wir bei *C. doerflesiana* vergebens. Wenn wir die Schliffe durchmustern, so begegnen uns übrigens nicht wenige Thallome (und Fragmente solcher), wo es den Anschein hat, als wären kalklösende Algen an ihrer Zerstörung beteiligt gewesen.

Allgemeiner Teil.

Aufbau des Thallus. Fossilisation.

Wir haben gesehen, daß man an einem Thallom eine Mehrzahl von baulichen Bestandteilen zu unterscheiden vermag: erstens die Substanz, welche als dünne Schichte die Schlauch-Hohlräume unmittelbar umgibt; dann die ein wenig lichter getönte Füllmasse; und außen um die Thallome herum noch die dünne Hautschichte, deren Farbton jenem der Zellschlauchwände gleicht; zuletzt der durchsichtige kristalline Calcit, der alle von den eigentlichen histologischen Strukturen freigelassenen Räume ausfüllt, namentlich die Lumina der Zellschläuche, aber auch Räume, welche infolge diagenetischer Zerstörung der übrigen Bestandteile entstanden waren.

Über die Art und Weise, in welcher die Zellschlauchwände an der lebenden Alge verkalkt gewesen sein mögen, haben wir keine sichere Kenntnis. Hier sollten Vergleiche mit rezenten Codiaceen aufklärend helfen. Aber einschlägige Untersuchungen in einem Ausmaß, daß sich aus ihnen Rückschlüsse auf die Verkalkung der Zellwände bei *Cayeuxia* ergeben könnten, liegen nicht vor. Die Tatsache, daß der Farbton der Zellschlauchwände und derjenige der zwischen diesen befindlichen Füllmasse einen merklichen Unterschied aufweisen, spricht sicherlich dafür, daß die Zellschläuche eine zarte, von der Füllmasse substantiell abweichende Umhüllung besitzen. Man kann sogar Thallomdurchschnitte finden, an denen die Füllmasse über geraume Areale hinweg verschwunden ist, während daselbst die Zellschläuche auf hellem Grund prägnant hervortreten. Schlauchwände und Füllmasse sind also gegen lösende Agentien in einem ungleichen Grad widerstandsfähig, eine Tatsache, die auf einem chemischen Unterschied beruhen muß. Die Verkalkung der Zellschläuche ist offenbar in mancher Beziehung eine

ähnliche wie bei den Corallinaceen, wo die kalkige Substanz in dünner Schichte peripher an die Cellulosemembran angelagert ist und daher zwischen den Zellen die Mittellamelle bildet, ein Modus der Verkalkung, wie er bei diesen Algen den zellulären Aufbau des Gewebes in allen Einzelheiten fossil zu überliefern vermag.

Die Füllmasse bedeutet wohl ihrem Wesen nach das eigentliche Skelett der Alge. Bei *C. Piae* ist diese Masse quantitativ verhältnismäßig gering, weil hier die Schläuche bei weitem enger zusammenschließen; *C. doerflesiana* hingegen enthält sie in ansehnlicher Menge. Die Thallome mögen im letzteren Fall in Anbetracht des Überwiegens der anorganischen Substanz schon im Leben sehr spröde gewesen sein, denn in den Dünnschliffen treten uns viele Fragmente entgegen. Diese zeigen scharfe Bruchränder, wie sie eben nur an einem spröden Material zustande zu kommen pflegen.

Freilich besitzt die Skelettmasse nicht mehr ihre ursprüngliche Beschaffenheit. Durch Umkristallisation ist ihre Feinstruktur eine andere geworden. Vielleicht hat die Masse seinerzeit aus Aragonit bestanden. Bei der rezenten, aber bereits aus dem Tertiär bekannten Codiaceengattung *Halimeda*, die auch in der Gegenwart als Gesteinsbildnerin einige Wichtigkeit besitzt und insbesondere in den Lagunen der Korallenatolle in Massen auftritt, ist das Skelett aus diesem Mineral aufgebaut (C. W. Correns 1935, pag. 198). Wir können hier einen Seitenblick auf eine fossile Codiaceen-Art werfen, der schon vor langer Zeit G. Steinmann (1899—1901, pag. 62) eine auf sorgfältige Autopsie gegründete Schilderung gewidmet hat. Es ist dies die von F. Toula (1883, pag. 1319—1324) im oberen Neocom des westlichen Balkan (Temska-Mündung) entdeckte *Boueïna Hochstetteri*, zu der noch eine zweite Spezies desselben Genus, *B. pygmaea* J. Pia (1936, pag. 12; R. Raineri 1922, pag. 72) aus Nordafrika, hinzukommt. Weiter unten soll auf gewisse grundsätzliche bauliche Ähnlichkeiten hingewiesen werden, welche zwischen *Boueïna* und *Cayeuxia* vorhanden sind und die enge Verwandtschaft beider begründen. Steinmann sieht in *Boueïna* einen Vorfahren von *Halimeda*. Sollten wir geneigt sein, uns dieser Auffassung anzuschließen, dann dürfen wir angesichts der zweifellosen nahen Verwandtschaft der *Cayeuxia* mit *Boueïna* es für wahrscheinlich halten, daß auch bei ihr zur Lebenszeit das Mineral Aragonit als Baumaterial für den Skelettkörper gedient habe.

Wohlbekannt ist die Tatsache, daß aragonitische Skeletteile die Neigung haben, allmählich in Calcit überzugehen. Aber auch calcitische Bildungen erfahren häufig mit der Zeit eine Umkristallisation. Es kann sich da um Körper handeln, wo die kristallinen Fein-

bauteilchen eine bestimmte geordnete Lagerung aufweisen und demnach im polarisierten Licht bei zueinander senkrechten Nicols ein Sphäritenkreuz darbieten. Ein Beispiel dafür sind die perforaten Foraminiferen. Bei diesen sind die Kalkteilchen durch ein organisches Bindemittel zur festen Gehäusesubstanz verbunden. Und wenn dieses Bindemittel im Laufe des diagenetischen Prozesses zerstört wird, so löst sich das Gehäuse in seine Feinbauelemente auf. Dieses zarte Pulver verbleibt zwar zunächst in situ; aber nach und nach verfällt es einer Umkristallisation (siehe: Correns 1935, pag. 250). Davon rührt die kristallindichte Beschaffenheit fossiler Foraminiferengehäuse her. Zwischen gekreuzten Nicols erhält man bei diesen nicht mehr jene sphäritische Auslöschungsfigur, wie sie den unveränderten Gehäusen der perforaten Foraminiferen eigen ist; es ergibt sich nur eine diffuse Aggregatpolarisation. Der Umwandlungsprozeß geht jedenfalls sehr langsam vor sich; sein Fortschreiten ist mit geologischem Zeitmaß zu messen. Auch in den Ernstbrunner Schliffpräparaten, in denen die Cayeuxien massenhaft vorhanden sind, finden sich stellenweise gewisse perforate Foraminiferen, z. B. Textularien, die nur jene diffuse Aggregatpolarisation geben, obwohl sie einstmals sphäritische Auslöschungserscheinungen gezeigt haben müssen. Bei ihnen ist also die Umwandlung der Gehäusesubstanz zu kristallindichter Struktur bereits erfolgt. Nichts liegt näher, als ein Gleiches für die Skelettsubstanz der Cayeuxien anzunehmen. Beiderlei Objekte, Foraminiferen wie Cayeuxien, erlebten gleichzeitig ihre Einbettung in das Sediment und hatten daher in der Folgezeit ein gemeinsames Schicksal unter parallelen Veränderungen. Schon allein der Umstand, daß der Aufbau der *Cayeuxia*-Thallome aus Zellschläuchen bereits bei vielen Exemplaren mehr oder weniger unkenntlich geworden ist, wobei einförmige graue Füllmasse weite Räume durchsetzt, spricht dafür, daß eine durchgreifende substantielle Umwandlung stattgefunden haben muß.

Nicht leicht ist es, über Entstehung und Bedeutung der dunkleren peripheren Grenzschichte, die jeden Algenthallus außen umgibt, eine Meinung zu gewinnen. Es ist nicht ausgeschlossen, daß diese Hülle bereits im Leben der Algen vorhanden gewesen sei und eine bestimmte Funktion erfüllt habe. Manches scheint dafür zu sprechen; anderes wiederum läßt sich nur schwer mit dieser Vorstellung vereinbaren. Nicht nur die wohl erhaltenen Thallome sind mit dieser Grenzlamelle ausgestattet; auch Kalkfragmente ganz anderer Natur, vielleicht anorganischer Entstehung, weisen im Schliff häufig einen solchen dunklen Saum auf. Es scheint sich in allen diesen Fällen um in ihrem Wesen durchaus identische Gebilde zu handeln. Wenn dies zutreffen sollte, dann sind sie rein anorganisch,

ohne Zutun vitaler Faktoren, durch einfache Apposition von Kalksubstanz zustande gekommen. Das Gleichmaß der Mächtigkeit dieser Schichte rund um die Algenballen ist vielleicht daraus zu erklären, daß die Apposition bereits vor sich ging, als das Sediment noch eine ganz lockere Beschaffenheit hatte und die Ballen infolge der Wasserbewegung häufig ihre Lage veränderten, wodurch jede Einseitigkeit in der Anlagerung der Substanz ausblieb. Eine Analogie dazu sind in gewisser Beziehung die sogenannten „Pseudoolithen", die Elemente feiner biogener Kalksande, also sehr kleine Körner, die aber von einer dünnen Kalkschichte umkleidet sind (siehe: Correns 1935, pag. 246, Abb. 66 auf pag. 245). Ein subfossiles Beispiel solcher Gebilde bietet ein Korallensand, wie er seinerzeit gelegentlich der berühmten Tiefbohrung auf dem Atoll Funafuti gefördert worden ist. Die Körnchen daselbst sind zum größten Teil winzige Fragmente von Korallenskeletten. Sie bestehen also aus Aragonit und sind von einer aus dem gleichen Material aufgebauten Rinde umgeben (siehe: Andrée 1920, Abb. 65 auf pag. 171). Die Apposition der Aragonitteilchen erfolgte hier in Form der „orientierten Adsorption" (O. Lehmann), wobei die Kristallite eine orthogonale Anordnung gegenüber der Körnchenoberfläche erhielten. Ich hatte einmal Gelegenheit, eine mesozoische, aus Pseudoolithen zusammengesetzte Gesteinsprobe zu untersuchen und konnte mich mittels polarisierten Lichts überzeugen, daß hier der radiale Feinbau der peripheren Kruste bereits einem dichten (calcitischen) Zustand Platz gemacht hatte.

Auch an unseren Cayeuxien kann die strukturelle Beschaffenheit der peripheren Grenzschichte nicht mehr die ursprüngliche sein; dieser Bezirk des Algenkörpers hat gleichfalls an der allgemeinen Umgestaltung des Feinbaues teilgenommen. Auffallend ist die Widerstandskraft der Schichte gegen lösende Einflüsse. Beim Durchmustern der Dünnschiffe stößt man nicht selten auf Thallomdurchschnitte, an denen nach Zerstörung der Skelettstrukturen jener dunkle Grenzsaum allein übrig geblieben ist (Fig. 5).

Schließlich ist auch des durchsichtigen, in auffälligen Kristallen ausgebildeten Kalkspats zu gedenken, obwohl er ja nicht zu den eigentlichen Bestandteilen der Alge gehört. Er füllt die Lücken zwischen den Algenballen aus und dringt auch innerhalb dieser Ballen in die Lumina der Zellschläuche, desgleichen an die Stelle zerstörter Skelettpartien. Die Kristallindividuen schließen dicht zusammen und sind infolge der Enge des Raumes weitgehend verzerrt. In den Zellschläuchen sind sie am kleinsten, können aber an anderen Stellen mitunter ansehnliche Größe erreichen. So existiert in einem Dünnschliff (Dörfles, Steinbruch Nr. 5) ein *Cayeuxia*-Durch-

schnitt von den Dimensionen 800 × 1000 μ, wo bereits sämtliche Strukturen innerhalb des Grenzsaumes ausgelöscht erscheinen und das leere Innere von hellem Kalkspat eingenommen wird. Die Prüfung des letzteren in polarisiertem Licht ergab, daß es sich hier um einen einzigen, großen Kristall handelt.

Der alle Hohlräume ausfüllende Kalkspat mag sich wohl nur zum geringen Teil von abgebauter Skelettsubstanz des Algenkörpers herleiten. Im wesentlichen mögen ihn Sickerwässer von fern her zugetragen haben. Die Räume zwischen den Algenindividuen waren anfänglich, nach Trockenlegung des Sediments, sicherlich von Luft erfüllt. Erst der Zufluß der Sickerwässer brachte Veränderungen mit sich, indem er einerseits an einem Großteil der *Cayeuxia*-Exemplare mannigfache Zerstörungen anrichtete, anderseits auch die Ausfüllung von Hohlräumen, also auch der Zellschlauchlumina, besorgte. Dieser Kalkspat ist somit die jüngste Komponente des Cayeuxienkalks.

Weder bei *Cayeuxia Piae* noch bei *C. doerflesiana* fanden sich Strukturen, die man auf Fortpflanzungsorgane beziehen könnte. Darin gleichen die beiden Arten ganz und gar den übrigen fossilen Codiaceen. Bei dieser Familie entstehen die Sporangien, wie die Untersuchung rezenter Formen erwiesen hat, an der äußeren Oberfläche des Thallus. Obendrein bleiben sie unverkalkt und sind daher an fossilem Material nicht erhaltungsfähig. Daher sind wir auch bei den Cayeuxien nicht in der Lage, die Fortpflanzungsorgane für die Feststellung systematisch wichtiger Merkmale nutzbar zu machen. Wir müssen uns vielmehr, ganz so wie bei den übrigen fossilen Codiaceen, damit begnügen, systematische Erwägungen allein auf die Merkmale des vegetativen Körpers der Pflanze zu gründen.

Vergleich von *Cayeuxia* mit verwandten Formen.

Es liegt im Sinn solcher Gedankengänge, wenn wir nun die Arten der Gattung *Cayeuxia* hinsichtlich ihrer Organisation mit verwandten Algentypen aus der Reihe der Siphonales kritisch vergleichen.

Zunächst ist manche Ähnlichkeit von *Cayeuxia* mit der bereits erwähnten *Boueïna* nicht zu verkennen. Bei dieser handelt es sich gemäß der Schilderung der Autoren (Steinmann, Raineri, Pia) um walzen- bis keulenförmige Gebilde. Ganz so wie *Cayeuxia* besitzt sie ein System verästelter Kanäle, welche den Zellschläuchen entsprechen, aus denen sich einstmals der lebende Thallus aufbaute. Die Lumina verlaufen in der Mitte des Thallus parallel zu dessen Längsache, stellen sich aber gegen die Peripherie

hin senkrecht zur Körperoberfläche. Ihre Verzweigung ist dichotom. Der Raum zwischen ihnen ist von einer soliden Skelettmasse ausgefüllt. Ein morphologischer Unterschied gegenüber *Cayeuxia* besteht einmal darin, daß der Durchmesser der Kanäle weder ein unveränderlicher ist noch rhythmisch schwankt. Er nimmt vielmehr gegen die Peripherie des Thalloms, also bis zu den letzten Verzweigungen, kontinuierlich ab. Bei *B. Hochstetteri* ist die absolute Weite der Lumina eine ansehnlichere als bei *Cayeuxia.* Ein weiterer Differenzpunkt liegt in der Gesamtgestalt der Thallome. Während diese bei *Cayeuxia* in der Regel mehr oder weniger isodiametrisch sind, zeigen sie bei *Boueïna* Walzen- bis Keulenform. Sie dürften im letzteren Falle wohl an einem Substrat befestigt gewesen sein, um dann durch die Wasserbewegung losgelöst und zusammengeschwemmt zu werden, wie es uns die Abbildung eines Gesteinsstückes in der Publikation T o u l a's (1883, fig. 10 auf tab. 5) veranschaulicht.

Auf einen mehr untergeordneten Charakter, der den beiden Genera gemeinsam zukommt, mag zuletzt noch hingewiesen werden; es ist ein meist unregelmäßig begrenzter zentraler Hohlraum, wie ihn S t e i n m a n n (1899—1901, Abb. 3) bei *Boueïna Hochstetteri* darstellt, desgleichen P i a (1936, fig. 9 auf tab. 5) bei *B. pygmaea,* und welcher sich in gleicher Weise bei *Cayeuxia* (unsere Figuren 2—4) wiederfindet.

Cayeuxia ist in wichtigen Belangen auch mit der paläozoischen Gattung *Mitcheldeania* Weth. näher vergleichbar. Diese hat als die typische Gattung der *Mitcheldeanioideae* zu gelten, einer Unterfamilie, welche P i a (1931, pag. 786) für die Genera *Mitcheldeania, Ortonella* und *Hedströmia* aufstellte, da sich dieselben in das System der rezenten Codiaceen (siehe: H. P r i n t z 1927) schwerlich einfügen lassen. Es sei erwähnt, daß P i a noch im Jahre 1927 diese drei Gattungen zu den Schizophyceen (Blaualgen) rechnete.

Wenn wir uns die Organisation von *Mitcheldeania* vor Augen halten, so werden wir bald der nahen Verwandtschaft gewahr, welche diese Gattung sowohl mit *Cayeuxia* wie auch *Boueïna* verknüpft und uns nötigt, den Umfang der Unterfamilie durch Einreihung der mesozoischen Gattungen zu erweitern. Bereits F r o l l o betonte die große Ähnlichkeit von *Cayeuxia* mit *Mitcheldeania* und hob die unterscheidenden Merkmale hervor, die ja nur in der Art und Weise bestehen, in der sich die Zellschläuche verzweigen. Das Nähere darüber habe ich oben bereits besprochen. Nach der Betrachtungsweise der französischen Autorin bildet *Cayeuxia* gewissermaßen eine Vertretung ihres Organisationstypus im Ober-Jura an Stelle der älteren, karbonischen *Mitcheldeania.*

Auch die paläozoische Mitcheldeanioidee *Ortonella* Garw. ist unserer *Cayeuxia* nicht wenig ähnlich, denn bei ihr besteht dichotome Verzweigung der Zellschläuche. Doch legen sich die Tochterzweige nicht sofort, nachdem sie sich getrennt haben, knapp und parallel aneinander wie bei *Cayeuxia*, sondern erreichen erst allmählich wieder die radiale Richtung, weshalb hier der Thallus ein lockeres Geflecht bildet (Pia 1937, pag. 787).

Die Codiaceen sind auch in der Frage nach dem stammesgeschichtlichen Ursprung der *Dasycladaceae (Siphoneae verticillatae)* von großer Bedeutung. J. Pia (1922, pag. 79; 1931, pag. 16) sprach bereits die Ansicht aus, daß phylogenetische Zusammenhänge zwischen den beiden Familien vorhanden seien. Er nahm an, daß den Familien eine gemeinsame, geologisch sehr alte Stammform zukomme, die man sich als einen an der Peripherie verkalkten Schlauch mit unregelmäßigen seitlichen Ausstülpungen zu denken habe. Von diesem Typus sei dann die Entwicklung in zwei Hauptrichtungen ausgegangen. Einerseits habe sich der Schlauch stark verzweigt und auf diese Weise ein Pseudoparenchym hervorgebracht, wie es für die Codiaceen charakteristisch ist, oder er vergrößerte sich, und die Ausstülpungen wurden zu den Wirtelästen der Dasycladaceen.

Es ist nicht meine Absicht, in diesen Blättern derartige Gedankengänge weiter zu verfolgen. Ich möchte nur auf die bei den kalkabscheidenden Siphoneen vorhandene Skelettmasse einen vergleichenden Blick werfen und dabei der Tatsache gedenken, daß diesem Organ im Bereich der Dasycladaceen eine ansehnliche systematische Bedeutung zukommt. Es ergibt sich die Einsicht, daß zwischen dem Aufbau des Kalkmantels, wie er bei vielen Gattungen der Dasycladaceen vorhanden ist, und jener Skelettmasse, wie wir sie bei der Codiaceengattung *Cayeuxia* kennengelernt haben, kein grundsätzlicher Unterschied besteht. Da wie dort mag die individuelle Ausbildung des Skelettes in der Weise vor sich gegangen sein, daß zwischen den Zweigen des Individuums eine gallertige Substanz ausgeschieden wurde, die dann in ihrer ganzen Ausdehnung den Sitz des Verkalkungsprozesses bildete. Dieser Modus der Verkalkung existierte offenbar schon am gemeinsamen Stammtypus der beiden Familien, so daß wir das hauptsächliche Skelett von *Cayeuxia*, die Füllmasse, als ein Homologon zu dem Kalkmantel der Dasycladaceen betrachten können.

Für den Vergleich der Codiaceen und Dasycladaceen ist auch ein bereits oben angeführter Umstand von Bedeutung; er besteht darin, daß bei *Cayeuxia* die Zellschläuche von einer dünnen Kalkhülle eingefaßt sind, die sich durch ihre dunklere Tönung deutlich

von der übrigen Skelettmasse (= Füllmasse) abhebt. Bei den Dasycladaceen kann man in gewissen Fällen ein ähnliches gegenseitiges Verhältnis der Teile des Skelettes beobachten. Nach den Darlegungen von Pia (1920, pag. 164) unterscheidet sich bei dieser Algengruppe die eigentliche Schale meist deutlich von den zarteren Membranüberzügen, obwohl beide genetisch nicht wesentlich voneinander abweichen. Man kann also auch in dieser Beziehung von einer Ähnlichkeit der Codiaceen und Dasycladaceen sprechen. Mit dem Aufbau des Kalkmantels der letzteren sind wir übrigens dank den Bemühungen einer Reihe von Forschern bereits seit langem eingehend unterrichtet, so daß wir in der Lage sind, die Merkmale dieses Aufbaues in den Dienst der stammesgeschichtlichen Spekulation zu stellen.

Was *Cayeuxia* anlangt, so können wir uns vorstellen, daß diese Gattung manche Züge jener Skelettbildung bewahrt, wie sie an der alten, den Codiaceen und Dasycladaceen gemeinsamen Stammgruppe existiert haben mochte. Und so wird in Hinkunft wohl auch die nähere Kenntnis des Skelettes von *Cayeuxia* unseren phylogenetischen Erwägungen zugute kommen.

Wie man den einschlägigen Abhandlungen zu entnehmen vermag, besitzt das Codiaceen-Genus *Boueïna*[2] eine Skelett-Füllmasse ähnlich jener von *Cayeuxia*. *Boueïna* ist ein sessil-benthonischer, polar differenzierter Typus, welcher den Bauplan der ganzen Codiaceen-Familie besonders gut repräsentiert. *Cayeuxia* aber mag uns als das Ergebnis einer sekundären, einseitigen Abänderung dieses Organisationstypus im Sinne einer Loslösung des Individuums vom Substrat erscheinen und uns an manche knollenartige Corallinaceen (Korallenalgen, Steinalgen) erinnern, wo die Individuen nur in früher Jugend festsitzen und nachher zu einer freiliegenden Lebensweise übergehen. Übrigens ist es nicht ausgeschlossen, daß auch die Cayeuxien in ihrem ersten Jugendstadium an einem Substrat festsaßen, um sich gleich darauf loszulösen und einer passiven Verfrachtung anheimzufallen. Die Vorstellung einer während der ganzen individuellen Lebenszeit freiliegenden Form unter den höheren skelettbildenden Algen könnten wir wohl nur schwer mit den Erfahrungen, die wir in Betreff der Entwicklung solcher Meerespflanzen besitzen, in Einklang bringen.

[2] Ich bemühte mich, Originalmaterial zu Toula's *Boueïna Hochstetteri* in Wien ausfindig zu machen, zumal ich das Vorhandensein von solchem an den einschlägigen wissenschaftlichen Anstalten vermuten durfte. Aber meine Bemühungen blieben trotz dem Entgegenkommen der betreffenden Sammlungsvorstände ohne Erfolg. So mußte ich auf eine Nachuntersuchung dieses Fossils verzichten, obwohl ich mir im Hinblick auf *Cayeuxia* davon allerlei belehrende Ergebnisse versprach.

Lebensraum und Lebensweise. Biostratigraphisches.

Nun wollen wir uns den ökologischen Bedingungen zuwenden, unter denen sich das Leben der Cayeuxien abgespielt haben mag.

Der oberjurassische Kalk von Ernstbrunn repräsentiert eine rein marine Ablagerung von einer ausgesprochen neritischen Fazies. Es handelt sich zwar nicht um einen weithin ausgedehnten Küstenbereich, sondern vielmehr um ein Korallenriff. Darüber besteht Einigkeit unter den Forschern. Eine Divergenz der Ansichten besteht nur in der Frage, welchem engeren Sedimentationsbezirk des Korallenatolls die Ablagerungen zuzuzählen seien. W. Dürrmayer (1931, pag. 136) nimmt an, daß der Absatz ausschließlich in der Lagune des Atolls erfolgt sei. F. Bachmayer (1940, pag. 47—53) hingegen lehnt es ab, dem ganzen Ernstbrunner Kalk einen so einheitlichen faziellen Charakter zuzuschreiben. Nach ihm sind die verschiedenen Aufschlüsse (Dörfles 1, 2, 3, 5; Klafterbrunn) der Ernstbrunner Juraklippe auch auf verschiedene Teile des Riffes zu beziehen. So weist dieser Autor den Aufschluß von Klafterbrunn dem Bereich der Lagune, die Aufschlüsse von Dörfles aber der Riffhalde zu. Diese Trennung ist im ungleichen faunistischen Charakter beider Örtlichkeiten begründet.

Wir wollen die einschlägigen Verhältnisse, gestützt auf die Darlegungen Bachmayer's, kurz skizzieren.

In Klafterbrunn sind ästige Korallen, Spongien und Echiniden reichlich vorhanden, und auch viele Dasycladaceen kommen daselbst vor; das Auftreten von Bivalven und Gastropoden ist auf dünnschalige Formen beschränkt; Cephalopoden fehlen gänzlich. Alles dies spricht dafür, daß dieser Lebensraum ein Gebiet mäßiger Wasserbewegung gewesen ist. Es dürfte sich um einen nach innen, gegen die Lagune gerichteten Teil des Riffs gehandelt haben. Ganz anders ist die Tierwelt beschaffen, die uns in den Aufschlüssen von Dörfles begegnet, wo die dickschaligen Mollusken, gedrungen gebauten Korallenstöcke und anderen mechanisch widerstandsfähigen Formen uns eine Vorstellung geben von der Gewalt der Brandung, der sie ausgesetzt waren. In den oberen Wasserschichten, also an den oberen Partien des Riffes, war die Wasserbewegung sicherlich eine sehr starke, um jedoch mit dem Abfall der Halde gegen die Tiefe hin abzuflauen.

Damit ist bald jenes Biotop erreicht, dem die Cayeuxien angehört haben müssen. Aus wirklich großer Tiefe können diese Algen allerdings nicht stammen. Dies geht bereits aus ihrer ganzen Organisation hervor. Vor allem sind sie ja Pflanzen und bedurften des Sonnenlichts. Sie waren aber bestimmt keine Schwebepflanzen, deren

abgesunkene Skelettreste übrigens gar nicht geeignet wären, eine bestimmte Tiefe des Vorkommens zu bezeichnen. Man darf sie unbedenklich dem Benthos zuzählen, wie dies bereits aus der Art und Weise der Anhäufung der Individuen im Sediment in unmittelbarer Nachbarschaft des Riffes, ja an den tieferen Teilen der Riffhalde selber, klar hervorgeht. Es sind uns keinerlei planktische Pflanzen von solchem Körperbau aus dem Meer der geologischen Gegenwart bekannt, und wir werden kaum fehlgehen, wenn wir annehmen, daß auch dem Meer der jüngsten Jurazeit derartige Schwebepflanzen völlig abgingen.

Die Cayeuxien waren locker dem Boden aufliegende Gebilde, und es ist eine wichtige Aufgabe, zu entscheiden, ob sie dem vagilen oder dem sessilen Benthos zuzurechnen seien. Das Resultat einer solchen Überlegung hängt denknotwendig von der Definition ab, die wir diesen Begriffen geben wollen. Sollen wir unter vagilen Benthos ausschließlich Organismen verstehen, welche über Eigenbewegung verfügen, oder auch solche, bei denen lediglich passive Verfrachtung durch die Wasserbewegung in Frage kommt? Wenn wir die zweite Alternative als zu Recht bestehend erachten, so wird es vielleicht angebracht sein, eine ihr entsprechende gesonderte Teilkategorie des vagilen Benthos auszuscheiden.

Bei passiver Verfrachtung ist die Möglichkeit einer örtlichen Anhäufung der Individuen gegeben, wie wir sie an den Ernstbrunner Cayeuxien vor uns haben. Diese Anhäufung konnte aber nur dann fossil erhalten bleiben, wenn eine rasche Bedeckung mit weiterem Sediment stattfand. Nach Bachmayer's Meinung spricht überhaupt die ganze Art und Weise, in welcher die im Kalk von Dörfles enthaltenen Fossilreste eingebettet erscheinen, für eine rasche Bedeckung mit weichem Schlamm. So ist es stellenweise zu einer durch die Reste der Cayeuxien charakterisierten Gesteinsbildung gekommen, und mit vollem Recht dürfen wir dann von einem Codiaceenkalk oder, spezieller ausgedrückt, von einem Cayeuxienkalk sprechen.

Die engere Heimat der Cayeuxien war also, wie die Fundumstände schließen lassen, die Riffhalde. An den tieferen Teilen derselben, wo die Lichtverhältnisse noch in bestem Einklang mit dem Auftreten von Grünalgen standen, war die Wasserbewegung eine mildere, und da war auch eine stellenweise massenhafte Ansammlung von Cayeuxien wohl denkbar, zumal wenn man die vielen Möglichkeiten in Betracht zieht, die es den lebenden Individuen gestatten konnten, im Schutz von Korallenstöcken, Bruchstücken solcher und allerlei anderen organischen Skeletten einen relativ gesicherten Ruheplatz zu finden. Der eingangs erwähnte Steinkern

einer *Purpuroidea subnodosa* ist ein sprechender Beleg dafür. Es handelt sich um ein dickschaliges Gastropod, eine an kräftige Wasserbewegung angepaßte Form. Unser Fundstück lebte ohne Frage in der Zone stärkster Klippenbrandung. Nach dem Absterben des Tieres rollte das Gehäuse immer weiter die Halde abwärts und blieb schließlich in der sanfter geböschten tieferen Region liegen. Das Innere füllte sich mit allerlei Detritus, und auch eine Ansammlung von Cayeuxien fand darin Platz.

Wenn wir das Weltmeer in seiner gesamten vertikalen Dimension als Maßstab nehmen, so können wir sagen, daß die Cayeuxien als benthonische Pflanzen bloß zu einem Leben in sehr bescheidener Tiefe befähigt waren. Offenbar ging ihr Lebensraum nicht über einige Dutzend Meter unter den Meeresspiegel herab. Ganz allgemein erstreckt sich ja das Vorkommen von Grünalgen im heutigen Meer der gemäßigten Zone nicht über eine Tiefe von 50 m hinunter. In den Tropen allerdings ist die maximale Tiefe wegen des steileren Einfalles der Sonnenstrahlung eine bedeutendere. Zum Vergleich sei daran erinnert, daß gesteinsbildende Rotalgen auch Tiefen von weit mehr als 100 m erreichen, wenn auch ihre eigentliche Rolle für die Gesteinsbildung auf eine Zone zwischen 20 und 60 m beschränkt ist.

Wir haben noch die Frage zu behandeln, ob die Einbettung der Cayeuxien in das Sediment an demselben Ort erfolgt sei, wo sich ihr Leben abgespielt hat, oder ob die Algen vom Ort ihrer Entstehung weg einen weiten Transport durchgemacht hätten. Es handelt sich also um die Frage, ob das Vorkommen der Cayeuxien als autochthon oder als allochthon zu deuten sei. Wenn wir die Argumente, die sich uns darbieten, genauer prüfen, so kommen wir zu dem Schluß, daß eine weite, über die Grenzen des eigentlichen Biotops hinausreichende Ortsbewegung auf keinen Fall stattgefunden haben kann. Gerade die Tatsache der dichten örtlichen Anhäufung der Individuen läßt sich mit einer solchen Vorstellung nicht vereinbaren. Diese Überlegung bezieht sich natürlich nur auf die von uns studierten Belegstücke. An und für sich hat ja ohne Zweifel ein Transport von Cayeuxien an der Riffhalde abwärts stattgefunden. Denselben Weg nahm aber auch das durch Abtragung des Riffs freigewordene grobe und nach unten hin zunehmend zerkleinerte Material an Skelettresten aller Art. Mit diesem Zerreibsel mußten sich die Cayeuxien immer mehr und mehr vermischen, bis sie schließlich nur mehr in ganz dünner Verteilung darin enthalten waren. Mit Fug und Recht dürfen wir daher die dicht gehäuften Cayeuxien unserer Handstücke als autochthon oder, wenn wir die geringen innerhalb ihres Biotops erfolgten Verfrachtungen in Rück-

sicht ziehen, als parautochthon bezeichnen (K. Ehrenberg 1930, pag. 799).

Das Vorkommen von Grünalgen im Ernstbrunner Kalk ist im großen und ganzen ja ein sehr spärliches. Codiaceen sind bislang nur in Gestalt der in diesen Ausführungen geschilderten *Cayeuxia*-Arten an das Licht getreten. Dagegen sind Reste von Dasycladaceen nichts Seltenes. Zwei Arten, *Griphoporella Ehrenbergi* und *Petrascula Piai*, hat F. Bachmayer (1940, pag. 34—36; 1940/1941, pag. 237—240) beschrieben. Auch im Cayeuxienkalk sind Dasycladaceenreste enthalten; aber ihre absolute Menge ist hier gering. Jedenfalls zeigt sich im Ernstbrunner Kalk ein auffälliger Gegensatz zu dem massenhaften Auftreten der Grünalgen, zumal der Codiaceen, an den heutigen Korallenriffen, wo sie in den Lagunen am stärksten ihre Vegetation entfalten.

Nichtsdestoweniger bedeutet die Feststellung des Auftretens von *Cayeuxia* bei Ernstbrunn einen nicht gering zu veranschlagenden Zuwachs unseres Einblicks in die räumliche Verbreitung der Gattung. Wie eingangs gesagt wurde, ist die Gattung zwar bereits im Lias sicher nachgewiesen. Uns aber berührt zunächst nur ihr Vorkommen im Tithon. Und da bedeutet der Fund von Ernstbrunn einen wichtigen Fixpunkt innerhalb der weiten Lücke zwischen ihrem Auftreten in den östlichen Karpathen und jenem in der Provence. Einschlägige Funde sind sicherlich auch an der tithonischen Kalkklippe von Stramberg (Mähren) zu erwarten, wo ja die faziellen Verhältnisse ganz ähnlich sind wie in Ernstbrunn. Was Ernstbrunn selber anlangt, so sind die beiden von uns hier beschriebenen Cayeuxien vielleicht nicht die einzigen, die daselbst vorkommen, und die weitere paläontologische Erforschung des lokalen Lebensraumes dürfte zu dem uns derzeit zu Gebote stehenden Bild der Gattung noch manche Ergänzung hinzufügen.

Diese Zunahme unserer Kenntnis der tithonischen Arten des Genus *Cayeuxia* ist für uns um so mehr von biostratigraphischem Interesse, als ja überhaupt die Zeit des oberen Jura namhafte Bedeutung für den Werdegang der europäischen Algenwelt des jüngeren Mesozoikums hatte. Im Lias war der Formenbestand ein sehr ärmlicher. Dann aber setzte ein Aufschwung ein, der im Malm zu einem Hochstand führte. Es war eine Klimahebung, die dies bewirkte und die aus der gesamten damaligen Lebenswelt füglich erschlossen werden kann. Riffkorallen reichten viel weiter als vordem nach Norden, und die Solenoporaceen bauten sogar kleine Riffe in Mittel- und Westeuropa. Beträchtlich war der Formenreichtum der Dasycladaceen, und auch Codiaceen waren, wie die Funde oberjurassischer Cayeuxien zeigen, keine Seltenheit.

Wenn wir auf die Codiaceen der geologischen Gegenwart einen Blick werfen, so sehen wir, daß die warmen Meere ihre eigentliche Heimat bilden und daß nur wenige Arten bis in die gemäßigten Breiten, z. B. in das Mittelländische Meer, vordringen. Und wenn wir von der Annahme ausgehen, daß die vorzeitlichen Codiaceen ähnliche klimatische Bedürfnisse hatten wie ihre rezenten Verwandten, so können wir feststellen, daß sich unsere Cayeuxien widerspruchslos in diese Vorstellung fügen.

Die geringe Artenzahl des Genus *Cayeuxia* rührt offenbar nur von der Unvollständigkeit unserer diesbezüglichen Kenntnisse her. Dies gilt übrigens ganz allgemein von den Algen des Malm, wo ein offensichtliches Mißverhältnis der Zahl der Arten zu jener der Gattungen schon gleich die Lücken unseres Wissens erkennen läßt (Pia 1942, pag. 20). Angesichts dieses geringen Einblickes sind wir in der Frage, ob sich unter den bereits bekannten Cayeuxien auch solche finden, denen die Bedeutung chronologischer Leitformen zukomme, heute noch zu keiner Entscheidung befähigt.

Angeführte Schriften.

Andrée, K. (1920): Geologie des Meeresbodens, vol. 2 (Bodenbeschaffenheit. Nutzbare Mineralien am Meeresboden). Leipzig.

Bachmayer, F. (1940): Beiträge zur Kenntnis der Tithonfauna aus dem Raume von Ernstbrunn (Niederdonau). — Diss. Univ. Wien, phil. Fak. 15.375.

— (1940/41:) Zwei neue Siphoneae verticillatae aus dem Jurakalk von Dörfles und Klafterbrunn (Niederdonau). — Verh. Zool.-bot. Ges. Wien, vol. 90/91, pag. 237—240. Wien.

Correns, C. W. (1939): Die Sedimentgesteine. — T. F. W. Barth, C. W. Correns und P. Eskola: Die Entstehung der Gesteine. Ein Lehrbuch der Petrogenese, pag. 116—262. Berlin.

Derville, H. (1931): Les Marbres du Calcaire Carbonifère en Bas-Boulonnais. Strasbourg.

Dürrmayer, W. (1931): Die Fauna von Ernstbrunn. — Diss. Univ. Wien, phil. Fak. 11.208.

Ehrenberg, K. (1930): Erhaltungszustand und Vorkommen der Fossilreste und die Methoden ihrer Erforschung. — Abderhalden's Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Abt. 10, pag. 751—882. Berlin-Wien.

Frollo, M. (1938): Sur un nouveau genre de Codiacée du Jurassique supérieur des Carpates Orientales. — Bull. Soc. géol. France, ser. 5, vol. 8, pag. 269—271, tab. 18. Paris.

Gautier, M. (1930): Contribution à l'étude pétrographique du calcaire portlandien de la Region Marseillaise. — Ann. Fac. sci. Marseille, ser. 2, vol. 4, pag. 253—276, tab. 1—7. Marseille.

Jodot, P. (1930): Sur l'existence du Dinantien au Col San Colombano (Corse) et sur les conséquences tectoniques possibles de cette découverte. — Bull. Soc. géol. France, ser. 4, vol. 30, pag. 515—562, tab. 50/51. Paris.

Le Maitre, D. (1935): Description des Spongiomorphides et des Algues du Lias Marocain. In: Dubar, G. & Le Maitre, D., Études paléontologiques sur le Lias du Maroc. Spongiomorphides et Algues. II. pag. 17—59 tab. 1—12. — Service des Mines et de la Carte géologique, Notes et Mémoires Nr 34. Rabat.

Pfender, J. (1939): Sur la répartition d'une Codiacée jurassique: Cayeuxia Frollo. — C. R. Soc. géol. France, pag. 122/123. Paris.

Pia, J. (1920): Die Siphoneae verticillatae vom Karbon bis zur Kreide. — Abh. Zool.-bot. Ges. Wien, vol. 11, Heft 2. Wien.

— (1922): Einige Ergebnisse neuerer Untersuchungen über die Geschichte der Siphoneae verticillatae. — Z. indukt. Abstammungsl., vol. 30, pag. 63 bis 98, tab. 1. Berlin.

— (1931): Einige allgemeine, an die Algen des Paläozoikums anknüpfende Fragen. — Palaeont. Z., vol. 13, pag. 1—30. Berlin.

— (1936): Calcareous algae from upper Cretaceous of Tripolis (North Africa). — J. Paleont., vol. 10, pag. 1—13, tab. 1—5. Menasha (USA.).

— (1937): Die wichtigsten Kalkalgen des Jungpaläozoikums und ihre geologische Bedeutung. — II. Congr. Stratigr. carbonif. Heerlen 1935, vol. 2, pag. 765—856, tab. 85—97. Maestricht.

— (1942): Übersicht über die fossilen Kalkalgen und die geologischen Ergebnisse ihrer Untersuchung. — Mitt. Alpenländ. Geol. Ver. (Mitt. Geol. Ges. Wien), vol. 33, pag. 11—34. Wien.

Printz, H. (1927): Chlorophyceae (nebst Conjugatae, Heterocontae und Charophyta). — Die natürlichen Pflanzenfamilien, herausg. v. A. Engler u. K. Prantl, 2. Aufl., vol. 3, pag. 306—323. Leipzig.

Raineri, R. (1922): Alghe sifonee fossili della Libia. — Atti Soc. ital. sci. natur., vol. 61, pag. 72—86, tab. 3. Milano.

Steinmann, G. (1899—1901): Über Boueïna, eine fossile Alge aus der Familie der Codiaceen. — Ber. Naturforsch. Ges. Freiburg i. Br., vol. 11, pag. 62—72. Freiburg i. Br.

Toula, F. (1883): Geologische Untersuchungen im westlichen Teile des Balkans und in dem angrenzenden Gebiet. X. Von Pirot nach Sofia, auf den Vitos, über Pernik nach Trn und über Stol nach Pirot. — S.-B. k. Akad. Wiss. Wien, math-naturwiss. Kl., vol. 88, Abt. 1, pag. 1279—1346, tab. 1—9. Wien.

Figurenerläuterungen.

Die Figuren sind durchwegs Mikrophotogramme. Fig. 1 erscheint im Auflicht bei 3fachem Abbildungsmaßstab, die übrigen Figuren im Durchlicht bei 30fachem Abbildungsmaßstab. Sämtliche Bilder entstammen Gesteinsproben vom Fundplatz Dörfles, Steinbruch Nr. 5.

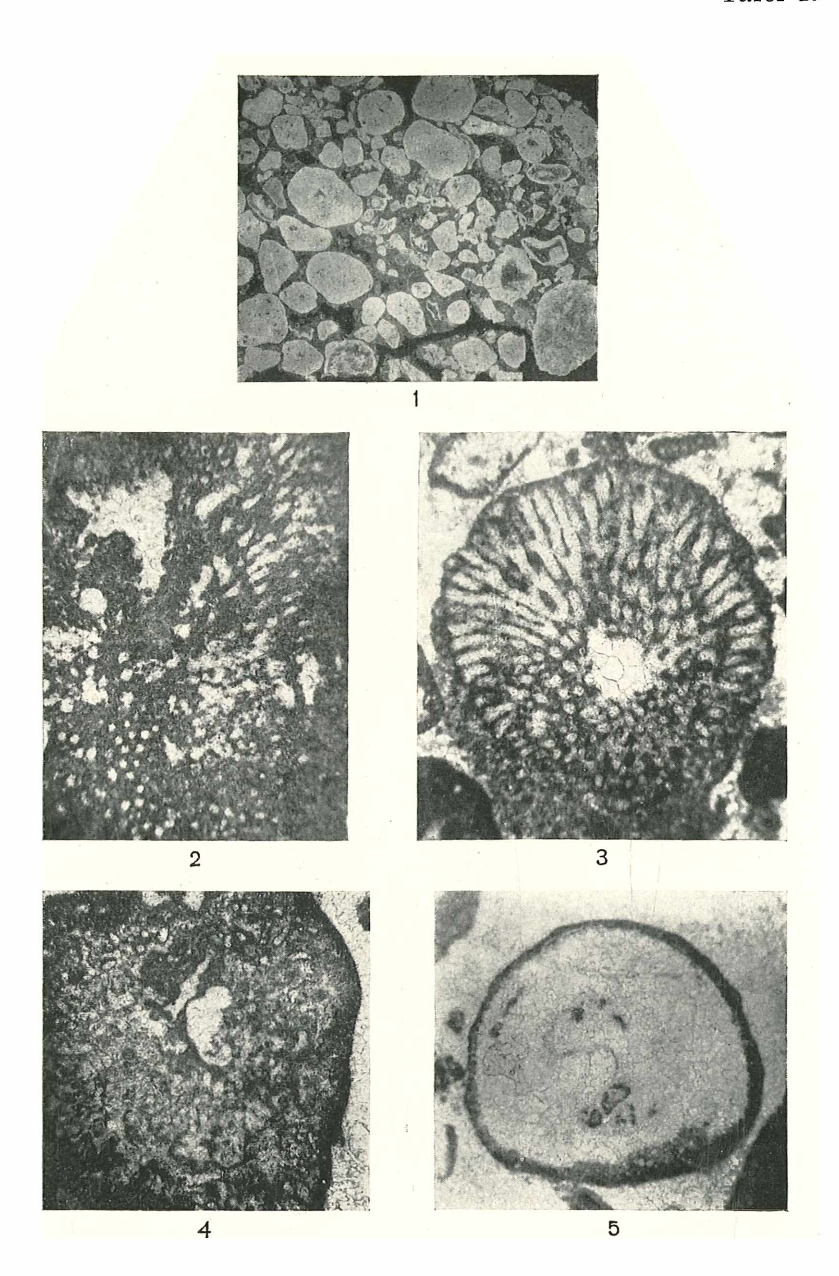
Fig. 1. Cayeuxienkalk. Übersichtsbild mit den Thallomdurchschnitten von *Cayeuxia doerflesiana* nov. spec.

Fig. 2. *Cayeuxia doerflesiana* nov. spec. Zellschläuche links unten quer, rechts oben annähernd der Länge nach getroffen.

Fig. 3. *Cayeuxia Piae* Frollo.

Fig. 4. *Cayeuxia doerflesiana* nov. spec. Pseudoparenchym.

Fig. 5. *Cayeuxia doerflesiana* nov. spec. Strukturen innerhalb der peripheren Hüllschichte gänzlich zerstört; nur diese letztere erhalten.


1
2
3
4
5